SHOUT
SHARE
IT

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 151	33 p., 4 pl., 21 fig.	Stuttgart, 20. 9. 1989

Nouvelles observations sur l'ichthyofaune miocène de Steinheim am Albuch (Wurtemberg, Allemagne)

Par Jean Gaudant, Paris

SMITHSONIAN
JAN 19 1990
LIBRARIES

Avec 4 planches et 21 figures

Résumé

Au cours de la révision de l'ichthyofaune miocène de Steinheim am Albuch (Wurtemberg, Allemagne), plusieurs spécimens-types de *Tinca micropygoptera* Agassiz, *Leuciscus gracilis* Agassiz et *Leuciscus hartmanni* Agassiz, ont été découverts inopinément dans les collections paléontologiques du Musée Teyler de Haarlem (Pays-Bas). Cette révision a également permis de réhabiliter l'espèce *Tinca micropygoptera* Agassiz, qui diffère anatomiquement de *Tinca furcata* Agassiz, avec laquelle elle était précédemment placée en synonymie. Des compléments ont également été apportés à la connaissance anatomique de *Barbus steinheimensis* Quenstedt. Enfin, la signification paléoécologique de cette ichthyofaune est examinée. Le grand nombre de squelettes en connexion de tanches découverts dans le gisement suggère qu'elles vivaient normalement dans le lac, tandis que les barbeaux, connus seulement par un unique squelette en connexion et de nombreuses dents pharyngiennes isolées, habitaient probablement de petits tributaires de ce lac.

Abstract

During the revision of the Miocene Cyprinid fish fauna of Steinheim am Albuch (Württemberg, Germany), several type specimens of *Tinca micropygoptera* Agassiz, *Leuciscus gracilis* Agassiz and *Leuciscus hartmanni* Agassiz, have been unexpectedly discovered in the palaeontological collections of the Teyler Museum in Haarlem (The Netherlands). This revision has also allowed the rehabilitation of the species *Tinca micropygoptera* Agassiz, which differs anatomically from *Tinca furcata* Agassiz with which it was previously synonymized. Additions have also been made to the anatomical knowledge of *Barbus steinheimensis* Quenstedt. Finally, the palaeoecological significance of this fish-fauna has been considered. The abundance of the articulated skeletons of tenches found in the locality suggests that they were normally living in the lake, while the barbels, only known by one articulated skeleton and many isolated pharyngeal teeth, probably inhabited small tributaries of this lake.

Zusammenfassung

Im Rahmen der Revision der miozänen Cypriniden-Fischfauna von Steinheim am Albuch (Württemberg, Deutschland) wurde unerwartet das Typusmaterial von *Tinca micropygoptera* Agassiz, *Leuciscus gracilis* Agassiz und *Leuciscus hartmanni* Agassiz in den paläontologischen Sammlungen des Teyler Museums, Haarlem (Niederlande), aufgefunden. Die Revision erweist die Eigenständigkeit der Art *Tinca micropygoptera* Agassiz gegenüber *Tinca furcata* Agassiz, als deren Synonym sie bisher gewertet wurde. Erweiterungen erfahren die anatomi-

schen Kenntnisse von *Barbus steinheimensis* QUENSTEDT. Abschließend wird die palökologische Bedeutung der Fischfauna dargestellt. Die Schleien haben – ihrer großen Zahl nach zu urteilen – in dem See selber gelebt. Barben dagegen sind nur in einem vollständigen Skelett bekannt, ansonsten in vielen isolierten Schlundzähnen; sie lebten vermutlich in den zufließenden Bächen.

1. Introduction

Le gisement fossilifère de Steinheim am Albuch (Wurtemberg, Allemagne) s'est formé dans un cratère météorique d'environ 3 km de diamètre, dont l'âge est estimé à 14,7 ∓ 0,7 millions d'années (GROSCHOPF & REIFF, 1969). Dans ce cratère s'installa rapidement un lac au fond duquel s'accumulèrent des dépôts calcaires fossilifères dont l'âge a pu être précisé en se fondant sur la faune mammalogique qu'ils renferment. Celle-ci caractérise la biozone MN 7 de MEIN (1975), ce qui fait de Steinheim am Albuch un gisement dont l'âge ne diffère pas sensiblement de celui d'Öhningen.

La première mention relative à l'ichthyofaune de Steinheim am Albuch est due à AGASSIZ (1832; 1839–1844) qui y distinguait trois espèces. *Tinca micropygoptera* AGASSIZ, ainsi nommée „à raison de l'étroitesse de l'anale", était également caractérisée par la robustesse remarquable du rayon externe des nageoires pelviennes qui est „beaucoup plus large que dans aucune autre espèce du genre". Comme le montrent deux des figures publiées par AGASSIZ (1844; Pl. 51a, fig. 1–2), la description de cette espèce a été faite sur des spécimens mâles dont le rayon externe des nageoires pelviennes est fortement épaissi. Les deux autres espèces étaient rapportées au genre *Leuciscus* CUVIER sous les noms *L. hartmanni* AGASSIZ et *L. gracilis* AGASSIZ. Le type de la première était un grand spécimen incomplet qui faisait partie de la collection Hartmann, de Göppingen. Sur ce fossile figuré par AGASSIZ (1844, Pl. 51c; fig. 1), la distance séparant l'origine des pelviennes de la base des lépidotriches caudaux atteint 176 mm, ce qui correspond à une longueur standard proche de 360 mm. Enfin, *L. gracilis* AGASSIZ serait caractérisée, d'après AGASSIZ (1839), par son corps très allongé, puisque „le diamètre vertical de l'animal n'a guère que le cinquième de son diamètre (*sic*) longitudinal".

Après que BASSANI (1880) ait décrit comme *Leuciscus gracilis* AGASSIZ et *Tinca micropygoptera* AGASSIZ deux spécimens conservés à l'Institut géologique de l'Université de Wien, WOODWARD (1901) fut le premier à mettre en synonymie *L. hartmanni* AGASSIZ et *L. gracilis* AGASSIZ avec *Tinca micropygoptera* AGASSIZ, sans cependant faire référence au dimorphisme sexuel qui caractérise les Tanches actuelles et fossiles. WEILER (1934) se rallia à cette interprétation et plaça en outre *Tinca micropygoptera* AGASSIZ en synonymie avec *T. furcata* AGASSIZ, sur la base de la similitude de leurs caractères morphométriques (longueur relative de la tête, proportions de la tête et du corps) et méristiques (nombre de vertèbres et de côtes, composition des nageoires).

Pour sa part, l'espèce *Barbus steinheimensis* QUENSTEDT fut décrite par son auteur dès 1852, d'après un unique spécimen incomplet dont seuls furent figurés un fragment d'os pharyngien et les premiers rayons de la nageoire dorsale (QUENSTEDT, 1852, 1885). Plus près de nous, WEILER (1934) a donné une description plus précise de cette pièce restée unique.

Enfin, l'observation de dents pharyngiennes isolées conduisit RUTTE (1962) à identifier dans le gisement de Steinheim am Albuch les genres *Leuciscus* CUVIER, *Scardinius* BONAPARTE, *Alburnus* RAFINESQUE, *Tinca* CUVIER, *Rhodeus* AGASSIZ et *Gobio* CUVIER. Ce même auteur estimait en revanche que la présence de *Barbus steinhei-*

mensis QUENSTEDT et de *Cyprinus* sp.[1] n'est pas confirmée par l'examen des dents pharyngiennes. La présente étude permettra de démontrer que deux espèces seulement: *Tinca micropygoptera* AGASSIZ et *Barbus steinheimensis* QUENSTEDT sont présentes dans le Miocène moyen (Astaracien) de Steinheim am Albuch.

2. Etude anatomique et taxonomique

Famille Cyprinidae

Genre *Tinca* CUVIER

Tinca micropygoptera AGASSIZ
Fig. 1–12; pl. 1–2

Lectotype: Spécimen figuré par AGASSIZ (1844, pl. 51a, fig. 2), conservé au Teyler Museum de Haarlem (Pays-Bas) sous le numéro T.M.P. 5201.

A l'exception de la tête isolée de *Tinca micropygoptera* AGASSIZ figurée par AGASSIZ (1844, Pl. 51a, fig. 3), qui appartenait au Musée de Stuttgart, tous les autres poissons fossiles de Steinheim am Albuch décrits par cet auteur provenaient de la collection Hartmann, de Göppingen, dont on semblait avoir perdu la trace. La situation était encore aggravée par le fait que la pièce du Musée de Stuttgart mentionnée ci-dessus y est désormais introuvable. Or, nous avons eu la chance de retrouver inopinément au Musée Teyler de Haarlem (Pays-Bas) trois des pièces figurées de la collection Hartmann. L'une d'elles (Fig. 1), inventoriée sous le numéro T.M.P. 5201, est

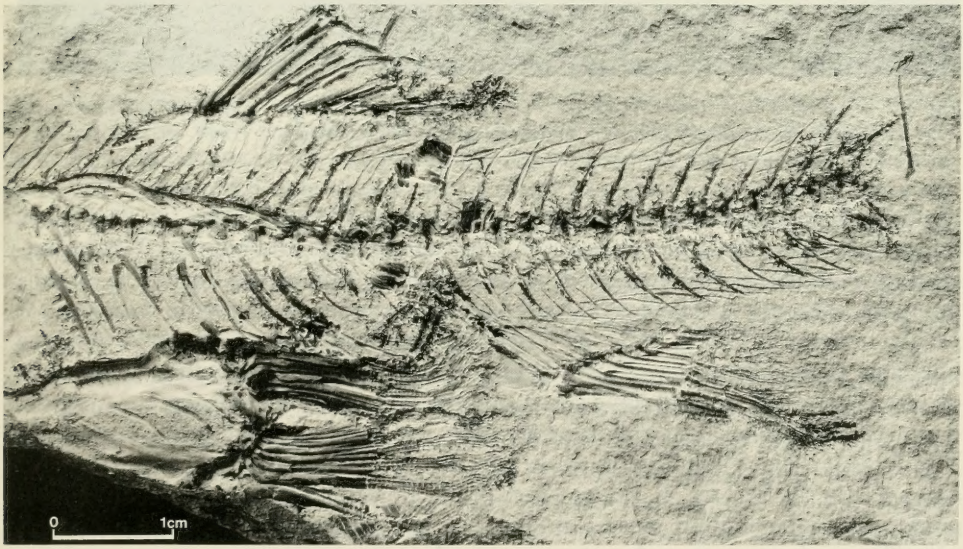


Fig. 1. *Tinca micropygoptera* AGASSIZ. Vue générale du spécimen T.M.P. 5201 conservé au Teyler Museum de Haarlem (Pays-Bas), figuré par AGASSIZ (1844, pl. 51a, fig. 2).

[1] QUENSTEDT (1851–52, Pl. 19, fig. 4–5; 1882–85, Pl. 28, fig. 19–20) figure en effet comme *Cyprinus* deux rayons ossifiés de nageoires. Toutefois ceux-ci ne proviennent pas de Steinheim am Albuch mais d'Unterkirchberg.

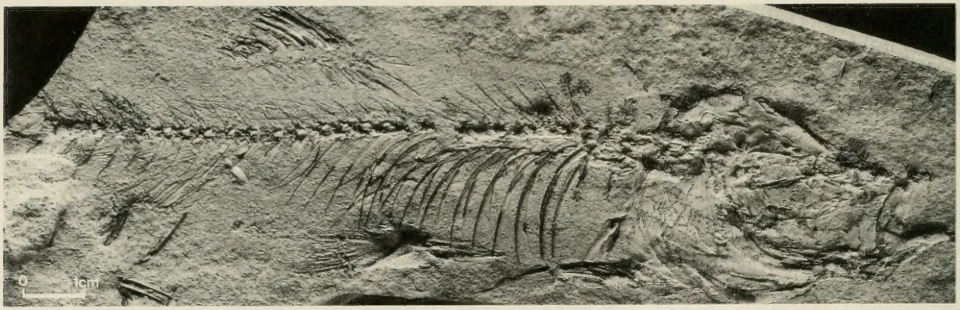


Fig. 2. „*Leuciscus gracilis* AGASSIZ". Vue générale du spécimen T.M.P. 8420 conservé au Teyler Museum de Haarlem (Pays-Bas), figuré par AGASSIZ (1844, pl. 51c, fig. 2).

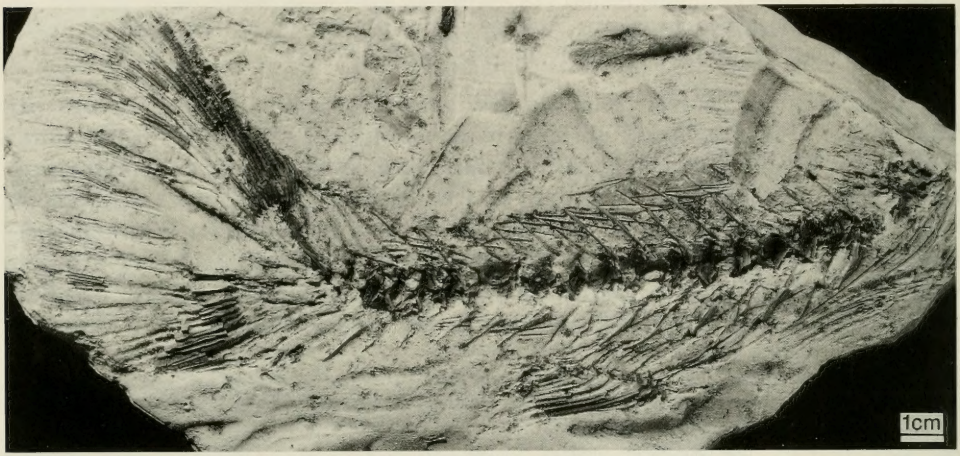


Fig. 3. „*Leuciscus hartmanni* AGASSIZ". Vue générale du spécimen T.M.P. 8426 conservé au Teyler Museum de Haarlem (Pays-Bas), figuré par AGASSIZ (1844, pl. 51c, fig. 1).

un individu mâle précédemment illustré par AGASSIZ (1844, Pl. 51a, fig. 2). Il s'agit du seul syntype actuellement connu de *Tinca micropygoptera* AGASSIZ. C'est pourquoi nous en faisons le lectotype de cette espèce. Le second spécimen (Fig. 2) a été figuré par AGASSIZ (1844, Pl. 51c, fig. 2) sous le nom *Leuciscus gracilis* AGASSIZ. Ce fossile, inventorié T.M.P. 8420, est le seul des deux syntypes de *L. gracilis* AGASSIZ que nous ayons retrouvé au Musée Teyler de Haarlem. Il devient donc le lectotype de cette espèce que nous plaçons en synonymie avec *Tinca micropygoptera* AGASSIZ, dont elle représente le morphotype femelle. La dernière pièce, enfin, inventoriée T.M.P. 8426, (Fig. 3) est l'holotype de *Leuciscus hartmanni* AGASSIZ, illustré par cet auteur (1844, Pl. 51c, fig. 1). Il s'agit de la moitié postérieure d'un individu femelle de grande taille qui ne diffère en rien, sinon par sa taille, des autres représentants de l'espèce *Tinca micropygoptera* AGASSIZ.

Forme du corps. – Le plus souvent représentée par des individus de taille moyenne (longueur standard comprise entre 100 et 160 mm), cette espèce pouvait cependant atteindre près de 400 mm, comme le montre un spécimen de la collection Hilgendorf, conservé au Paläontologisches Museum de Berlin. Le corps est allongé: sa hauteur maximale est généralement comprise de 4 à 5 fois dans la longueur stan-

dard. Il en est de même pour la nageoire caudale qui est profondément fourchue. La tête, relativement grande, est comprise entre 3 fois et 3 fois et demie dans la longueur standard. La dorsale, insérée approximativement au milieu du dos, est pratiquement opposée aux pelviennes, tandis que l'anale occupe une position postérieure, à mi-distance entre la base des pelviennes et l'origine du lobe ventral de la caudale.

La tête (Pl. 1, fig. 1). – Bien que son état de conservation soit généralement assez médiocre, ses principaux caractères ont pu être décrits principalement à l'aide du spécimen U.S.T.L.M.-St.1, conservé au Laboratoire de Paléontologie de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, à Montpellier. Sa hauteur représente approximativement entre les $^2/_3$ et les $^3/_4$ de sa longueur.

On ne reviendra pas sur l'anatomie du toit crânien qui a été décrite par WEILER (1934). Le toit crânien ne diffère en effet de celui de l'espèce actuelle *T. tinca* (L.) que par sa forme plus trapue.

L'orbite, de taille moyenne, a un diamètre horizontal qui est compris un peu moins de quatre fois dans la longueur de la tête. Elle est traversée par le parasphénoïde qui est légèrement incliné vers l'arrière. Elle est limitée à l'avant par le lacrymal (Iorb. 1), de grande taille et allongé longitudinalement, en arrière duquel prennent place trois infraorbitaux étroits.

De la région ptérygo-carrée, on distingue le carré dont on reconnaît le processus articulaire proéminent, le processus postérieur effilé en pointe et le contour dorsal, fortement bombé vers le haut. Le métaptérygoïde est visible en arrière du carré. L'ectoptérygoïde (Ecpt), accolé au bord antérieur du carré, est robuste, comme celui de l'espèce actuelle *T. tinca* (L.).

A la mâchoire supérieure, on distingue le prémaxillaire (Pmx), dont le processus ascendant a une longueur qui n'excède pas le tiers de celle du processus oral, lequel se termine en pointe vers l'arrière. Le maxillaire (Mx) est visible, à l'exception de sa tête articulaire. On reconnaît son processus postmaxillaire, qui fait fortement saillie vers le haut et vers l'arrière, et son processus postérieur allongé qui se termine par une extrémité légèrement dilatée. La mandibule est caractérisée par son dentaire dont le bord oral s'élève rapidement dans sa partie postérieure pour constituer un processus dorsal saillant. La hauteur de celui-ci peut atteindre les $^2/_3$ de la longueur de l'os. L'angulaire a une hauteur maximale qui excède à peine la moitié de celle du dentaire. C'est un os allongé qui porte à sa partie postérieure la cavité dans laquelle prend place le processus articulaire du carré. Sous la région postérieure de l'angulaire, on distingue le dermarticulaire, de forme allongée.

Le préopercule (Pop) est un os falciforme dont la branche inférieure est plus développée que la branche ascendante, laquelle n'atteint pas le niveau du processus opercularis de l'hyomandibulaire. L'opercule (Op) est bien conservé sur les spécimens B.M.N.H. P.3854 et U.S.T.L.-St. 1 (Fig. 4A). C'est un os quadrangulaire dont la largeur représente le plus souvent entre $^3/_4$ et $^4/_5$ de la hauteur du bord antérieur, lequel est légèrement convexe. Le contour supérieur de l'os, faiblement concave, est limité à ses deux extrémités par un angle saillant. Son contour postérieur est également faiblement déprimé; il s'abaisse vers l'arrière jusqu'à l'angle postéro-ventral qui est assez fortement saillant. Enfin, son bord inférieur, pratiquement rectiligne, détermine avec le bord antérieur un angle d'environ 65°. Le sousopercule (Sop), de forme subtriangulaire, possède un processus articulaire réduit; son bord ventral est régulièrement arrondi. L'interopercule (Iop) est caractérisé par son contour concavo-convexe.

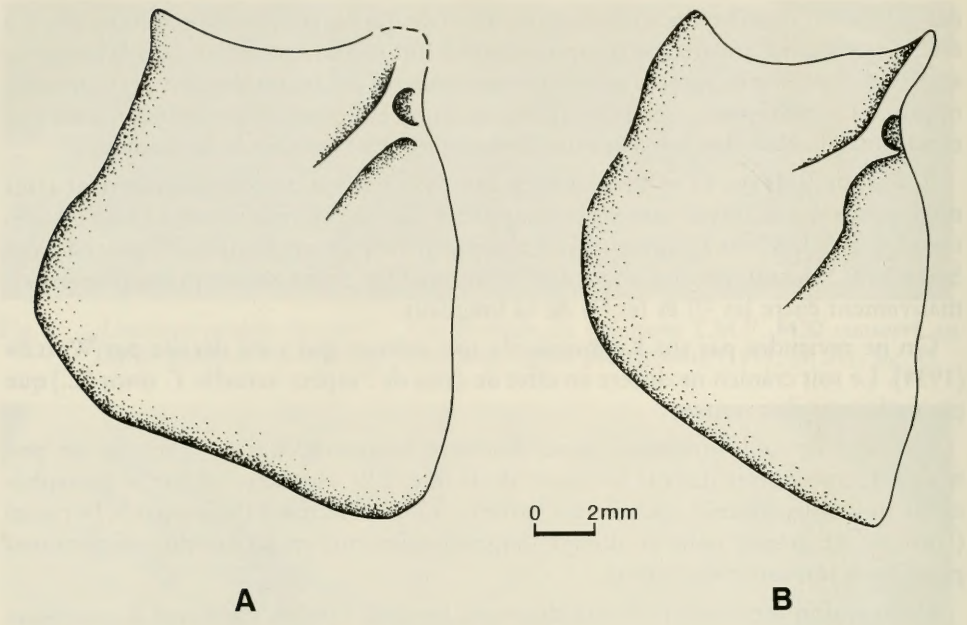


Fig. 4. Opercules de *Tinca micropygoptera* AGASSIZ.
A: spécimen B.M.N.H. P.3854, conservé au Department of Palaeontology du British Museum (Natural History). Face mésiale.
B: spécimen U.S.T.L.M.-St. 1, conservé au Laboratoire de Paléontologie de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier. Face mésiale.

De l'arc hyoïde, on connaît l'hyomandibulaire dont la tête triangulaire est bien visible sur le spécimen U.S.T.L.M.-St. 1. Sa branche ascendante est inclinée vers le bas et vers l'avant; son bord antérieur détermine un angle d'environ 100° avec celui de la tête articulaire. Une lamelle osseuse de forme trapézoïdale prend place en avant de la branche ascendante. Le symplectique qui s'engage dans la gouttière postérieure du carré, s'articule avec l'extrémité inférieure de l'hyomandibulaire. Ventralement, on reconnaît le cératohyal distal avec le bord ventral duquel s'articulent deux rayons branchiostèges relativement larges. Le basihyal (= glossohyal) a pu être observé, de même que l'urohyal, visible sur le spécimen B.M.N.H. P.3854.

Plusieurs os pharyngiens isolés ont été récoltés dans le Miocène de Steinheim am Albuch. WEILER (1934, fig. 7b) a décrit l'un d'eux. Nous avons en outre observé trois os isolés pratiquement complets, dont deux sont figurés ici: S.M.N.S. 55 924 et 53 296 (Fig. 5A–C et Pl. 2, fig. 1), ainsi que plusieurs os isolés fragmentaires (notamment S.M.N.S. 53 281, P.M.B. f. 1301 et M.C.Z. 9603), auxquels s'ajoute un os pharyngien incomplet conservé in situ sur un squelette en connexion (spécimen P.M.B. f. 1300: Pl. 2, fig. 2).

L'os pharyngien isolé inventorié S.M.N.S. 55 924 (Fig. 5A–B; Pl. 2, fig. 1) est caractérisé, comme celui décrit par W. WEILER (1934, fig. 7b), par sa forme extrêmement massive et par sa forte courbure, ce qui le distingue très nettement des os pharyngiens de l'espèce actuelle *T. tinca* (L.). Cet os porte encore ses deux dents antérieures, en arrière desquelles sont visibles les alvéoles des trois dents postérieures. Seule la dent antérieure est bien conservée. C'est une dent en forme de cheville, légè-

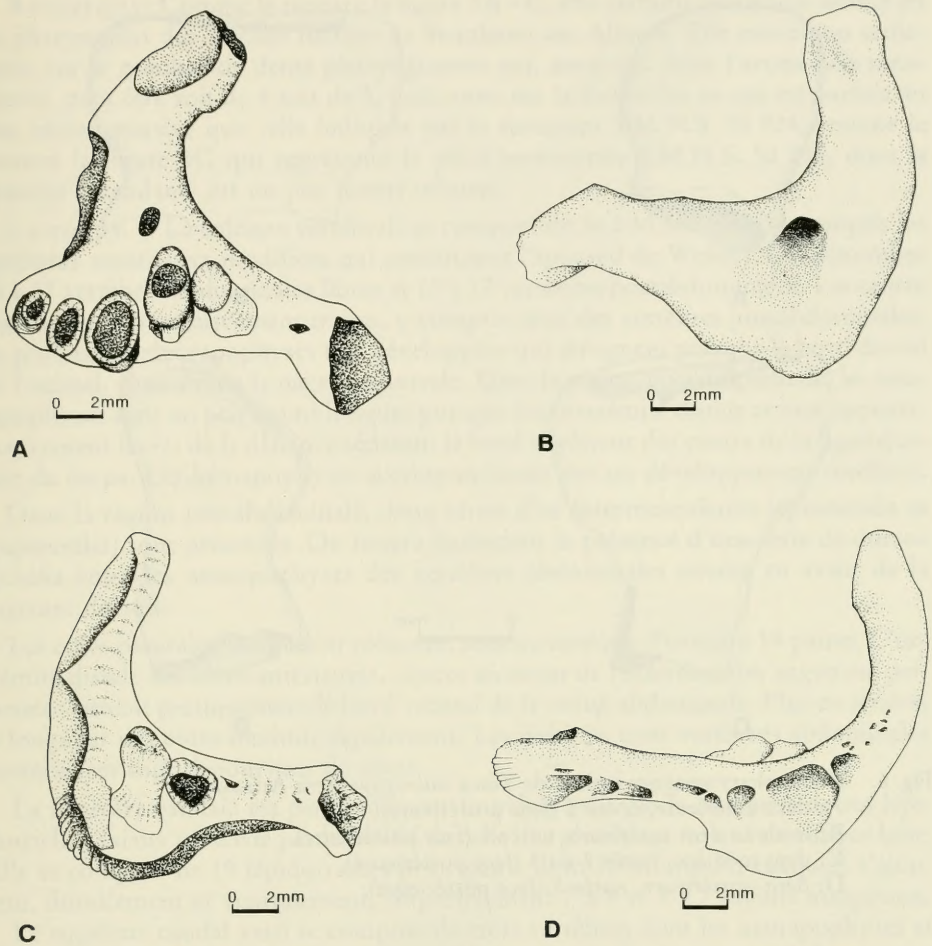


Fig. 5. Os pharyngiens de *Tinca micropygoptera* Agassiz et *Tinca tinca* (L.).
A, B: Os pharyngien gauche de *Tinca micropygoptera* Agassiz inventorié S.M.N.S. 55 924, conservé au Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart. A: face mésiale; B: face externe.
C: Os pharyngien gauche de *Tinca micropygoptera* Agassiz inventorié S.M.N.S. 53 296, conservé au Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart. Face mésiale.
D: Os pharyngien gauche de *Tinca tinca* (L.). Face externe.

rement comprimée antéro-postérieurement, et dont l'extrémité distale est plus ou moins hémisphérique. Cette dent est susceptible d'être numérotée 5 dans le système de notation proposé par Rutte (1962). Nous avons figuré une dent pharyngienne antérieure isolée qui présente des caractères similaires (Fig. 6A; Pl. 2, fig. 3). Bien que son extrémité distale soit relativement usée, la seconde dent antérieure (notée 4) se distingue nettement de la première par sa couronne beaucoup plus comprimée antéro-postérieurement, au point que sa largeur représente seulement la moitié de sa longueur. Une dent similaire isolée est figurée (Fig. 6B; Pl. 2, fig. 4). Dans certains cas, l'extrémité distale de la couronne est creusée d'un léger sillon longitudinal,

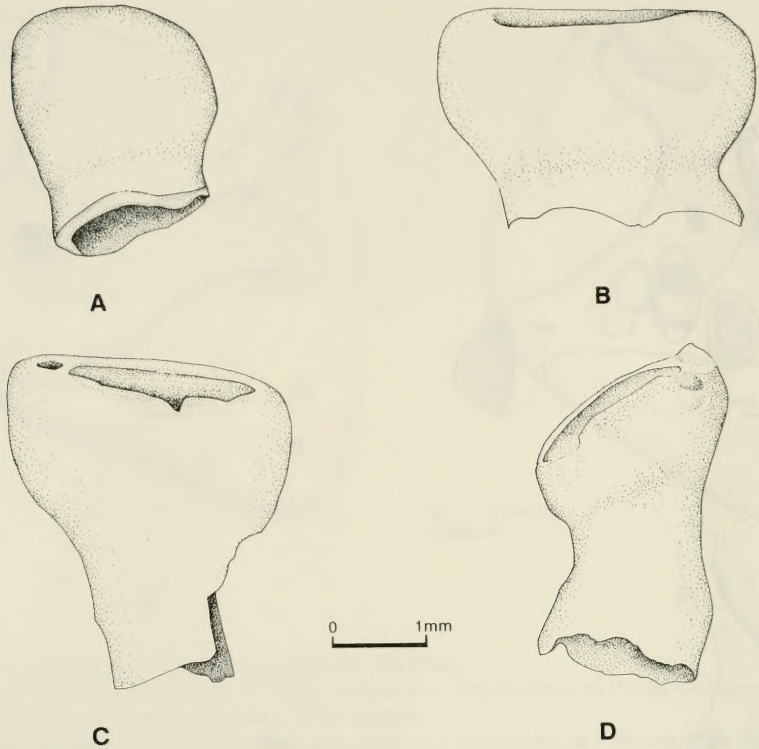


Fig. 6. Dents pharyngiennes isolées de *Tinca micropygoptera* Agassiz.
A: dent antérieure, notée 5 (face postérieure).
B: seconde dent antérieure, notée 4 (face postérieure).
C: dent médiane, notée 2 ou 3 (face postérieure).
D: dent postérieure, notée 5 (face postérieure).

comme le montre la dent conservée sur l'os pharyngien isolé inventorié S.M.N.S. 53 296 (Fig. 5C). On notera que lorsque la série dentaire se réduit à 4 dents, c'est une dent de ce type qui occupe la position antérieure, comme le montre l'os pharyngien observé in situ sur le spécimen P.M.B. f. 1300 (Pl. 2, fig. 2). La dent pharyngienne médiane (notée 3) est conservée sur deux os pharyngiens fragmentaires isolés inventoriés P.M.B. f. 1301 et M.C.Z. 9603. Il s'agit, comme la précédente, d'une dent fortement comprimée antéro-postérieurement. Comme le montre celle portée par le premier spécimen, un petit crochet, réduit à un simple tubercule, est présent du côté mésial, tandis qu'un sillon bien marqué entaille l'extrémité distale de la couronne qui est presque perpendiculaire à l'axe de la dent. Une dent isolée du même type (notée 2 ou 3) est figurée (Fig. 6C; Pl. 2, fig. 5). Aucun des os pharyngiens observés n'a permis d'observer in situ les deux dents postérieures (notées 1 et 2). La dent isolée figurée (Fig. 6D; Pl. 2, fig. 6) semble correspondre à une dent postérieure (notée 1). Elle diffère de la dent médiane décrite précédemment, à la fois par son crochet plus marqué et par le fait que sa surface distale, creusée d'un sillon bien marqué, est sensiblement plus oblique, puisqu'elle détermine avec l'axe longitudinal de la couronne un angle d'environ 55°.

Remarque: Comme le montre la figure 5A–C, une certaine variabilité affecte les os pharyngiens des tanches fossiles de Steinheim am Albuch. Elle porte non seulement sur le nombre de dents pharyngiennes qui, ainsi que nous l'avons déjà mentionné, peut être soit de 4 soit de 5, mais aussi sur la forme des os qui est parfois un peu moins massive que celle indiquée par le spécimen S.M.N.S. 55 924, comme le montre la figure 5C qui représente la pièce inventoriée S.M.N.S. 53 296, dont la branche ascendante est un peu moins robuste.

Le corps. – La colonne vertébrale se compose de 34 à 38 vertèbres (y compris les vertèbres antérieures modifiées qui constituent l'appareil de Weber). On dénombre 15 à 17 vertèbres abdominales libres et 15 à 17 vertèbres postabdominales. Les centra vertébraux sont relativement trapus, y compris ceux des vertèbres postabdominales. Ils portent des neurapophyses très développées qui atteignent presque le bord dorsal de l'animal, en avant de la nageoire dorsale. Dans la région postabdominale, les neurapophyses sont un peu moins longues puisque leur extrémité distale atteint approximativement les $^2/_3$ de la distance séparant le bord supérieur des centra de la ligne dorsale du corps. Les hémapophyses correspondantes ont un développement similaire.

Dans la région postabdominale, deux séries d'os intermusculaires (epineuralia et epipleuralia) sont présentes. On notera également la présence d'une série de dorsospinalia entre les neurapophyses des vertèbres abdominales situées en avant de la nageoire dorsale.

Les côtes pleurales, longues et robustes, sont au nombre d'environ 14 paires. L'extrémité distale des côtes antérieures, situées en avant de l'insertion des nageoires pelviennes, atteint pratiquement le bord ventral de la cavité abdominale. Plus en arrière, la longueur des côtes diminue rapidement. Les deux ou trois vertèbres abdominales postérieures sont dépourvues de côtes.

La nageoire caudale est profondément fourchue puisque la longueur de ses lépidotriches axiaux n'excède pas la moitié de celle des plus longs rayons de chaque lobe. Elle se compose de 19 lépidotriches principaux, dont 17 bifurqués, auxquels s'ajoutent, dorsalement et ventralement, respectivement 7 à 9 et 5 à 7 rayons marginaux.

Le squelette caudal axial se compose de trois vertèbres dont les neurapophyses et les hémapophyses sont allongées ou modifiées pour soutenir les rayons de la nageoire caudale. On distingue à l'arrière le complexe uro-terminal qui est prolongé postérieurement par le pleurostyle, redressé à 135° par rapport à l'axe de la colonne vertébrale. Postéro-ventralement, le complexe uro-terminal supporte le parhypural et cinq hypuraux. Il est surmonté dorsalement par un arc neural réduit dont la longueur n'atteint pas la moitié de celle de la neurapophyse qui le précède. Un épural unique, allongé en baguette, fait suite à cet arc neural réduit. En avant du complexe uro-terminal prennent place deux vertèbres préurales libres dont les neurapophyses et hémapophyses allongées concourent au soutien des rayons marginaux dorsaux et ventraux de la nageoire caudale.

La nageoire dorsale est généralement insérée juste en arrière du milieu du corps, mesuré de la pointe du museau à l'extrémité postérieure des hypuraux. Elle se compose de 10 à 12 rayons parmi lesquels on distingue deux ou trois rayons courts situés à l'avant et qui précèdent un long rayon non bifurqué dont la longueur égale approximativement la hauteur maximale du corps. Ensuite, prennent place 7 ou 8 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués, dont la longueur diminue rapidement vers l'arrière.

Fig. 7. *Tinca micropygoptera* Agassiz. Reconstitution générale.

L'endosquelette de la dorsale se compose de 8 ou 9 axonostes proximaux. L'axonoste proximal antérieur est bifide. Il est constitué par une lamelle soutenue par deux baguettes osseuses qui divergent à partir de son extrémité dorsale. Les autres axonostes proximaux sont constitués par une baguette osseuse qui soutient une lamelle osseuse triangulaire.

La nageoire anale occupe une position postérieure, approximativement à mi-chemin entre la base des pelviennes et l'origine du lobe ventral de la caudale. Elle comporte 10 à 12 rayons. Comme à la nageoire dorsale, on distingue à l'avant 2 ou 3 rayons courts, puis un long rayon non bifurqué dont la longueur égale approximativement la hauteur du corps mesurée à son point d'insertion. Plus en arrière prennent place 7 ou 8 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue rapidement vers l'arrière.

L'endosquelette de l'anale se compose de 8 ou 9 axonostes proximaux constitués d'une lamelle triangulaire renforcée par un épaississement médian en forme de baguette grêle. Seul l'axonoste proximal antérieur se distingue par son fort développement et par sa forme plus ou moins bifide, déjà remarquée par Weiler (1934, fig. 11b). En effet, cet élément est constitué par une lamelle osseuse légèrement échancrée vers l'avant et soutenue par deux baguettes osseuses inégales qui divergent à partir de son extrémité distale.

L'anatomie de la ceinture scapulaire demeure assez mal connue, à l'exception du cleithrum, caractérisé par sa branche inférieure relativement courte et par son angle postéro-ventral saillant.

Les nageoires pectorales sont assez grandes puisque leur longueur égale approximativement les $^{2}/_{3}$ ou les $^{3}/_{4}$ de la distance séparant leur base de l'origine des pelviennes. On y dénombre 14 à 16 rayons, dont un seul n'est pas bifurqué. Un rayon très court prend place contre la base de ce dernier.

Comme l'a montré Weiler (1934), les nageoires et les os pelviens sont affectés d'un dimorphisme sexuel très accusé. Ce dimorphisme concerne tout d'abord les os pelviens qui sont à la fois relativement plus grands et plus massifs chez les individus mâles, puisque Weiler (1934) note que la longueur de leurs os pelviens représente $^{1}/_{5}$ à $^{1}/_{6}$ de la longueur du corps, contre $^{1}/_{9}$ à $^{1}/_{10}$ chez les individus femelles.

Les nageoires pelviennes, situées en position abdominale, sont insérées juste au-dessous de l'origine de la dorsale. Elles comportent un rayon externe non bifurqué, contre lequel est accolé un très court rayon, et 8 ou 9 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués. Le rayon externe non bifurqué est affecté chez les mâles d'un épaississement, comme l'a montré Weiler (1934).

Les écailles n'ont laissé que des traces fragmentaires qui ne permettent pas d'en décrire la morphologie.

Rapports et différences. – Dans son étude des poissons fossiles miocènes de Steinheim am Albuch, Weiler (1934) plaçait *Tinca micropygoptera* Agassiz en synonymie avec *T. furcata* Agassiz (= *T. leptosoma* Agassiz), du Miocène moyen d'Öhningen. Il le fit en se fondant sur la proximité à la fois géographique et chronologique des gisements considérés et sur la similitude des caractères morphométriques. Il constatait cependant que, chez les tanches de Steinheim am Albuch, la hauteur du corps est un peu plus faible que chez *T. leptosoma* Agassiz et *T. furcata* Agassiz (elle y représenterait $^{1}/_{4}$ à $^{1}/_{4,5}$ de la longueur standard contre, respectivement, $^{1}/_{3,7}$ et $^{1}/_{3}$ chez *T. leptosoma* Agassiz et *T. furcata* Agassiz). Néanmoins, Weiler considérait que ces différences sont trop faibles pour être significatives car

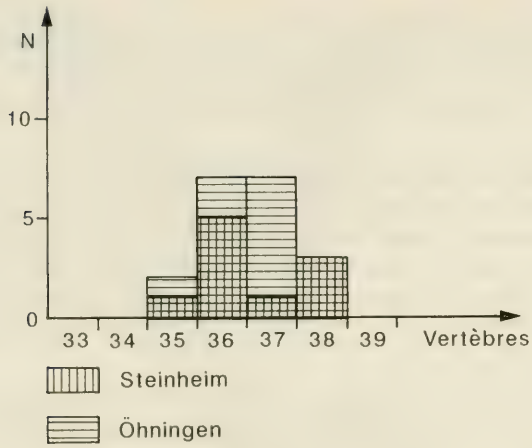


Fig. 8. Etude comparative du nombre total de vertèbres chez *Tinca micropygoptera* Agassiz (Steinheim am Albuch) et *Tinca furcata* Agassiz (Öhningen).

elles entrent dans les limites de la variabilité observée dans les populations actuelles de *T. tinca* (L.).

Pour notre part, nous nous sommes livrés à une étude comparative des caractères méristiques des tanches de Steinheim am Albuch et d'Öhningen. Elle a permis de démontrer une remarquable similitude de ces deux populations, en ce qui concerne le nombre de vertèbres postabdominales et la composition de l'endosquelette des nageoires dorsale et anale. Seul, le nombre total de vertèbres, pour lequel nous disposons de données en quantité insuffisante (n = 10 pour la population de Steinheim am Albuch et n = 16 pour celle d'Öhningen), pourrait faire apparaître une légère différence entre les deux populations (Fig. 8).

En revanche, l'étude du nombre de vertèbres postabdominales (Fig. 9) conduit à démontrer l'existence d'une parfaite similitude entre les deux populations. Nous avons en effet obtenu les résultats ci-après:

Steinheim am Albuch. . . . . $n = 28; \bar{X} = 15{,}82; s = 0{,}67$[1])
Öhningen . . . . . $n = 23; \bar{X} = 15{,}78; s = 0{,}67$

Il en est de même si l'on prend en considération la composition de l'endosquelette de la nageoire dorsale (Fig. 10) pour lequel nous avons calculé les valeurs suivantes:

Steinheim am Albuch. . . . . $n = 31; \bar{X} = 8{,}84; s = 0{,}37$
Öhningen . . . . . $n = 17; \bar{X} = 9; s = 0{,}35$

La composition de l'endosquelette de la nageoire anale a conduit à un résultat identique (Fig. 11), comme le montrent les données statistiques qui s'y rapportent:

Steinheim am Albuch . . . . . $n = 25; \bar{X} = 8{,}16; s = 0{,}37$
Öhningen . . . . . $n = 16; \bar{X} = 7{,}87; s = 0{,}34$

Il apparaît ainsi, comme l'avait déjà remarqué Weiler, que les principaux caractères méristiques ne sont pas utilisables pour différencier les tanches de Steinheim am

[1]) „s" correspond à l'écart-type.

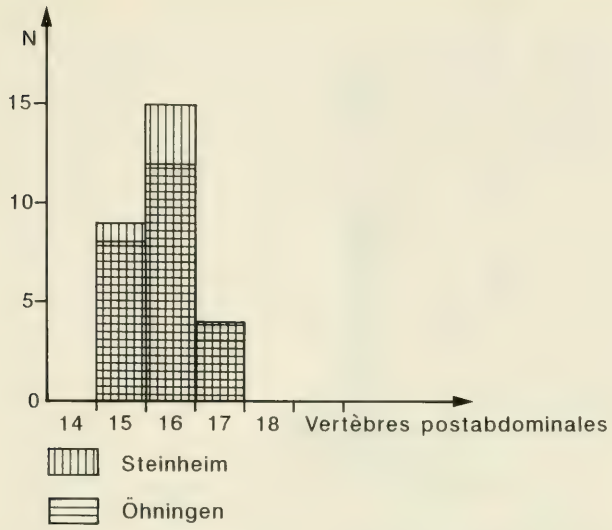


Fig. 9. Etude comparative du nombre de vertèbres postabdominales chez *Tinca micropygoptera* Agassiz (Steinheim am Albuch) et *Tinca furcata* Agassiz (Öhningen).

Fig. 10. Etude comparative de l'endosquelette de la nageoire dorsale chez *Tinca micropygoptera* Agassiz (Steinheim am Albuch) et *Tinca furcata* Agassiz (Öhningen).

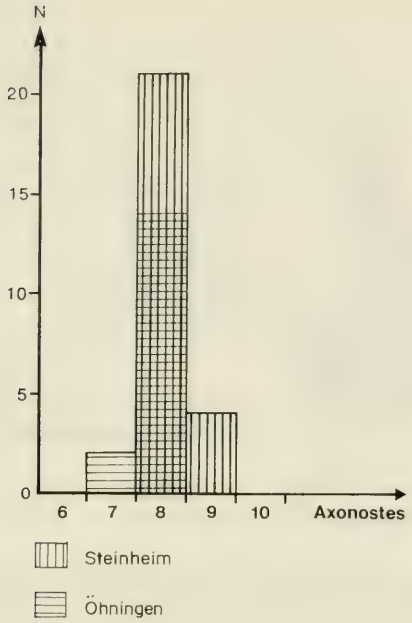


Fig. 11. Etude comparative de l'endosquelette de la nageoire anale chez *Tinca micropygoptera* Agassiz (Steinheim am Albuch) et *Tinca furcata* Agassiz (Öhningen).

Albuch et d'Öhningen. Cela ne nous autorise cependant pas à considérer *T. micropygoptera* Agassiz comme un synonyme de *T. furcata* (Agassiz). En effet, les tanches de Steinheim am Albuch diffèrent de celles d'Öhningen par leur corps plus effilé dont la hauteur maximale représente généralement entre 1/5 et 1/4 de la longueur standard (22 individus sur 25 ont une hauteur maximale inférieure à 25%), alors que les tanches d'Öhningen ont une hauteur maximale du corps qui représente normalement entre 1/4 et 1/3 de la longueur standard (21 individus sur 23 ont une hauteur maximale égale ou supérieure à 25%).

L'étude statistique des populations de tanches de Steinheim am Albuch et d'Öhningen a permis de confirmer cette observation (Fig. 12).

Calcul de l'équation de la droite de régression pour l'échantillon de Steinheim am Albuch:

On a $n = 25$

$\sum X = 3920$ $\quad\quad$ $\sum Y = 847$

$\sum X^2 = 762882$ $\quad\quad$ $\sum Y^2 = 35131$

$\sum x^2 = 148226$ $\quad\quad$ $\sum y^2 = 6434{,}64$

$S\,x^2 = 6176{,}08$ $\quad\quad$ $Sy^2 = 268{,}11$

$S\,x = 78{,}5881$ $\quad\quad$ $Sy = 16{,}3741$

$\sum XY = 163003{,}5$

$\bar{X} = 156{,}8$ $\quad\quad$ $\bar{Y} = 33{,}88$

$a = \frac{Sy}{Sx} = 0{,}2084$ $\quad\quad$ $b = Y - aX = 1{,}2102$

$Y = 0{,}21X + 1{,}21$

Le coefficient de corrélation r est égal à 0,98. Ses limites de confiance calculées à l'aide du paramètre transformé z sont +0,949 et +0,990. Elles sont toutes deux très

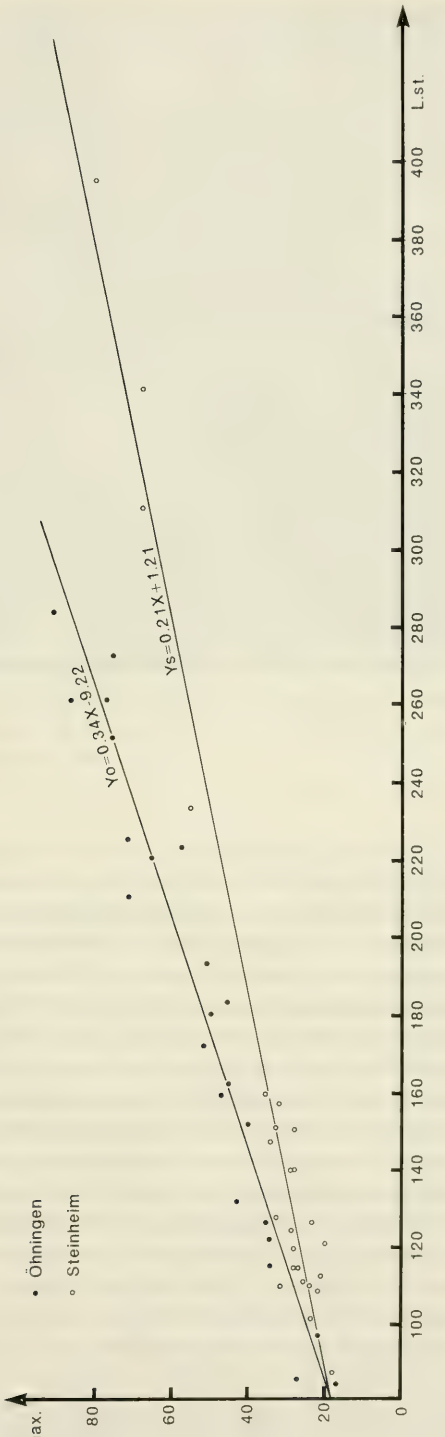


Fig. 12. Evolution de la hauteur maximale du corps en fonction de la longueur standard chez *Tinca micropygoptera* Agassiz (Steinheim am Albuch) et *Tinca furcata* Agassiz (Öhningen).

supérieures à 0,51, valeur qui, pour 25 individus, correspond à une sécurité P = 0,99. La droite de régression des caractères étudiés est donc valablement représentée par une équation du type Y = aX+b.

Calcul de l'équation de la droite de régression pour l'échantillon d'Öhningen:

On a n = 23

$\sum X = 4162{,}5$ $\quad\quad$ $\sum Y = 1218{,}5$

$\sum X^2 = 836581{,}25$ $\quad\quad$ $\sum Y^2 = 74386{,}75$

$\sum x^2 = 83259{,}25$ $\quad\quad$ $\sum y^2 = 9832{,}74$

$S\,x^2 = 3784{,}51$ $\quad\quad$ $Sy^2 = 446{,}94$

$S\,x = 61{,}5184$ $\quad\quad$ $Sy = 21{,}1410$

$\sum XY = 248540{,}5$

$\bar{X} = 180{,}98$ $\quad\quad$ $\bar{Y} = 52{,}98$

$a = \frac{Sy}{Sx} = 0{,}3436$ $\quad\quad$ $b = Y - aX = -9{,}2156$

$Y = 0{,}34X - 9{,}22$

Le coefficient de corrélation r égale 0,98. Ses limites de confiance calculées à l'aide du paramètre transformé z sont +0,952 et +0,992. Ces valeurs sont nettement supérieures à 0,53 qui, pour 23 individus, correspond à une sécurité P = 0,99. En conséquence, la droite de régression des caractères étudiés est valablement représentée par une équation du type = aX + b.

Comparaison de la pente des deux droites. – Les droites de régression des deux populations étudiées peuvent être comparées en utilisant le test:

$$z_a = \frac{a_s - a_{\ddot{o}}}{\sqrt{\sigma a_s^2 + \sigma a_{\ddot{o}}^2}} = 7{,}929$$

z_a étant supérieur à 2,58, la différence de pente des deux droites est „très significative" (P = 0,99). Elle suffit donc à distinguer les deux populations étudiées sans qu'il soit besoin de recourir à l'étude de la différence de position des deux droites.

Deux caractères anatomiques permettent en outre de différencier les tanches des deux gisements. En premier lieu, comme le montre la figure 13, l'opercule de *T. furcata* Agassiz est relativement un peu plus étroit que celui de *T. micropygoptera* Agassiz. Chez les tanches d'Öhningen, sa largeur représente 62 à 64% de la longueur de son bord antérieur, contre 70 à plus de 80% sur le matériel de Steinheim am Albuch. Cette différence de proportions entraîne également une différence de valeur de l'angle antéro-ventral de l'os. Nous avons ainsi mesuré des angles de 52 à 55° chez *T. furcata* Agassiz et des angles supérieurs à 60° chez *T. micropygoptera* Agassiz. D'autre part, la découverte d'un os pharyngien conservé in situ sur un squelette en connexion de *T. furcata* Agassiz (Fig. 13) nous a permis de constater que cet os diffère très nettement de ceux des tanches de Steinheim am Albuch, à la fois par son aspect moins massif et par l'angle plus ouvert formé par ses deux branches.

En conclusion, les tanches fossiles de Steinheim am Albuch diffèrent indubitablement de celles d'Öhningen et doivent de ce fait être désignées sous le nom *Tinca micropygoptera* Agassiz. Cette espèce peut être définie par la diagnose suivante: „Tanches dont la longueur standard pouvait atteindre jusqu'à 400 mm. Corps élancé dont la hauteur maximale est comprise entre 1/5 et 1/4 de la longueur standard. Tête

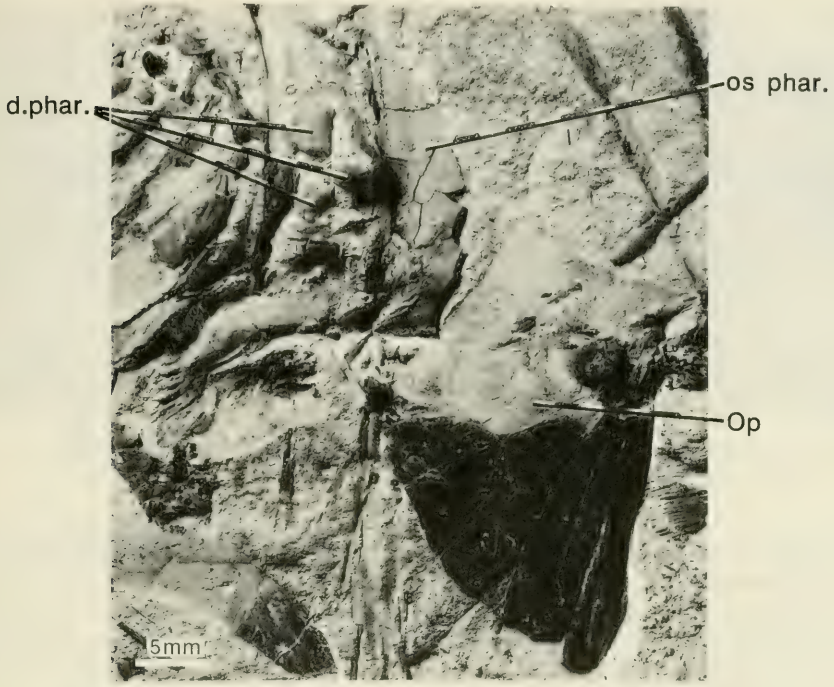


Fig. 13. Morphologie de l'opercule et de l'os pharyngien de *Tinca furcata* Agassiz. D'après le spécimen T.M.P. 8293, provenant d'Öhningen et conservé au Teyler Museum de Haarlem (Pays-Bas).
Op: opercule; d. phar.: dents pharyngiennes; os phar.: os pharyngien.

assez grande comprise 3 fois à 3,5 fois dans la longueur standard. Opercule relativement large (sa largeur représente plus des 2/3 de la longueur de son bord antérieur). Os pharyngiens massifs portant 4 ou 5 dents disposées en une seule rangée. Colonne vertébrale composée de 34 à 38 vertèbres, dont 15 à 17 postabdominales. Côtes pleurales longues et robustes, au nombre d'environ 14 paires. Caudale fourchue, composée de 7–9+I+9/8+I+5–7 rayons. Dorsale insérée juste en arrière du milieu du corps et composée de 2 ou 3 courts rayons suivis par un long rayon non bifurqué et par 7 ou 8 lépidotriches articulés et bifurqués; endosquelette comportant 8 ou 9 axonostes proximaux. Anale en position postérieure, composée de 2 ou 3 courts rayons suivis par un long rayon non bifurqué et par 7 ou 8 lépidotriches articulés et bifurqués; endosquelette comportant 8 ou 9 axonostes proximaux. Pectorales assez grandes, formées de 14 à 16 rayons. Nageoires pelviennes en position abdominale, comprenant un rayon externe non bifurqué, fortement épaissi chez les mâles, et 8 ou 9 lépidotriches articulés et bifurqués. Ecailles cycloïdes".

Genre *Barbus* Cuvier

Barbus steinheimensis Quenstedt

Fig. 14–20; pl. 3–4

Si l'on excepte de très nombreuses dents pharyngiennes et quelques fragments d'os pharyngiens, l'espèce *Barbus steinheimensis* Quenstedt n'est connue à ce jour que par un seul squelette en connexion incomplet étudié sommairement par Quenstedt

Fig. 14. *Barbus steinheimensis* QUENSTEDT. Vue générale de l'holotype, inventorié G.P.I.T. 6875, conservé à l'Institut für Paläontologie de l'Université de Tübingen.

(1851–52, 1882–85), qui en a seulement figuré un fragment d'os pharyngien et la partie antérieure de la nageoire dorsale. Plus récemment, WEILER (1934) en a donné une description assez détaillée. Cette pièce est conservée dans les collections de l'Institut für Paläontologie de l'Université de Tübingen, où elle porte le numéro d'inventaire G.P.I.T. 6875.

Forme du corps (Fig. 14). – Bien que le fossile étudié soit incomplet (il est brisé à l'arrière de la nageoire anale), sa longueur standard peut être estimée à 230 mm environ. La hauteur maximale du corps, mesurée au niveau de l'origine de la nageoire dorsale, atteint 50 mm. Elle devait donc être comprise approximativement 4 fois et demie dans la longueur standard. La longueur de la tête peut être estimée à 66 mm environ, soit un peu plus du quart de la longueur standard.

La tête (Fig. 15–19; Pl. 3, fig. 2; Pl. 4, fig. 1–7). – L'anatomie crânienne demeure très incomplètement connue car, pour l'essentiel, seule la face interne de la joue gauche est conservée, le toit crânien faisant totalement défaut. La préparation du spécimen nous a cependant permis d'observer les mâchoires, le lacrymal, le carré et le symplectique qui étaient précédemment recouverts de sédiment.

Le prémaxillaire (Pmx) (Fig. 15) est caractérisé par le grand développement de son processus oral dont le bord est faiblement concave, alors qu'il présente une concavité plus marquée chez l'espèce actuelle *Barbus barbus* (L.) (OBRHELOVÁ, 1967, fig. 10). Le processus ascendant est assez court puisque sa longueur atteint approximativement le tiers de celle du processus oral.

Le maxillaire (Mx) (Fig. 15) est remarquable par sa forme allongée. On y distingue à l'avant la tête articulaire renflée, recourbée vers le plan sagittal, à laquelle fait suite un rétrécissement marqué. Le processus postmaxillaire, de taille modérée, comparativement à celui de *Barbus barbus* (L.), est situé approximativement aux $^2/_3$ de l'os. Il est tronqué dorsalement et possède un bord antérieur qui s'élève modérément. De ce fait, le processus postmaxillaire ne dessine pas une saillie accusée, contrairement à ce qu'on observe chez l'espèce actuelle *Barbus barbus* (L.). L'os se termine vers l'arrière par un processus postérieur élargi, plus ou moins rectangulaire.

Bien qu'elle n'ait pas pu être intégralement dégagée, afin de sauvegarder partiellement le mésethmoïde, à la surface duquel on distingue la trace de la commissure eth-

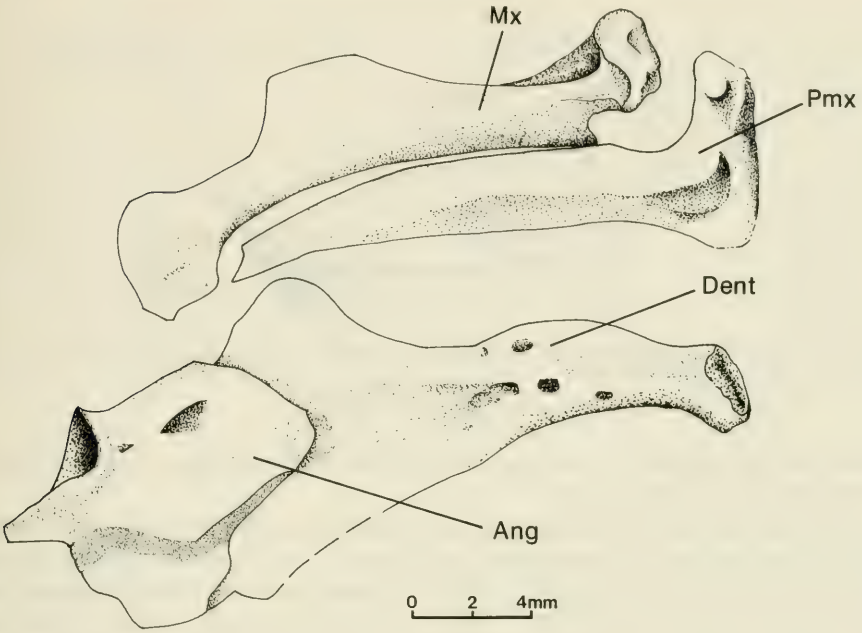


Fig. 15. Mâchoires de l'holotype de *Barbus steinheimensis* QUENSTEDT. Face mésiale. Ang: angulaire; Dent: dentaire; Mx: maxillaire; Pmx: prémaxillaire.

moïdienne, il a été possible d'observer les principaux caractères de la mandibule (Fig. 15), dont la longueur est comprise un peu plus de deux fois et demie dans la longueur de la tête. Le dentaire (Dent) possède une région symphysaire recourbée ventralement. La partie antérieure de l'os est relativement basse. Son bord oral s'élève ensuite rapidement pour former un processus dorsal moins développé que celui de l'espèce actuelle *Barbus barbus* (L.). L'angulaire (Ang), de forme grossièrement trapézoïdale, s'encastre à l'avant dans l'échancrure postérieure du dentaire. Son bord supérieur, pratiquement horizontal, est entaillé à l'arrière par la cavité articulaire au-dessous de laquelle prend place un processus formant saillie vers l'arrière. Le dermarticulaire n'est pas observable.

Le carré (Q) (Fig. 16) est caractérisé à la fois par son bord antérieur qui dessine une forte convexité vers l'avant, et par le grand développement de son processus postérieur au-dessus duquel prend place une profonde échancrure destinée à recevoir l'extrémité distale du symplectique. Celui-ci (Sy), de forme subtriangulaire, est effilé vers l'avant.

Le lacrymal (Iorb. 1), très long et relativement étroit, comme celui de l'espèce actuelle *Barbus barbus* (L.), est délimité vers l'avant par un contour arrondi. On distingue à sa surface le tracé du canal infraorbitaire qui longe son bord ventral.

Bien qu'il soit présent, l'hyomandibulaire (Hmd) ne montre que sa tête articulaire triangulaire et son processus opercularis.

On notera que le cératohyal distal (Chy 2) est visible par sa face externe. Sa région proximale est beaucoup plus large que son extrémité distale, laquelle est très épaissie.

Les interopercules droit et gauche (Iop) sont tous deux fossilisés. L'interopercule gauche est visible in situ par sa face interne, tandis que son homologue droit, déplacé,

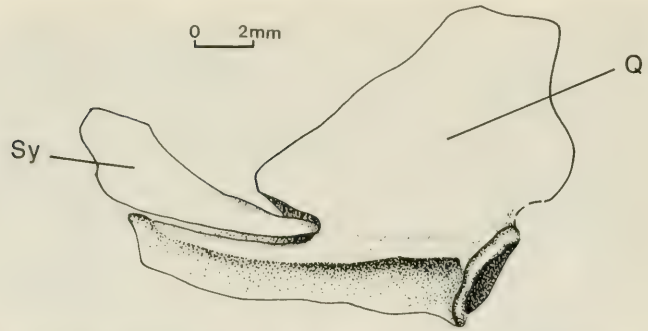


Fig. 16. Carré et symplectique de l'holotype de *Barbus steinheimensis* QUENSTEDT. Face mésiale.
Q: carré; Sy: symplectique.

montre sa face externe. Ce dernier avait été interprété par WEILER (1934, fig. 14) comme un rayon branchiostège.

L'opercule (fig. 17) est caractérisé à la fois par sa forme quadrangulaire et par le grand développement de son processus antéro-dorsal, projeté vers l'avant. Son bord supérieur est faiblement déprimé. Il en est de même, bien que de façon moins nette, pour le contour postérieur de l'os, qui se termine par un angle postéro-ventral saillant, à partir duquel la suture operculo-sousoperculaire s'abaisse rapidement vers l'avant.

Le sousopercule n'est que partiellement observable car sa région ventrale est recouverte par la branche inférieure de l'os pharyngien droit, sur laquelle on distingue deux rangées d'alvéoles. Une partie de la branche inférieure de l'os pharyngien gauche est également visible (fig. 18). Comme l'a déjà montré QUENSTEDT (1851–52, pl. 19, fig. 1; 1882–85, pl. 28, fig. 17), elle porte encore les deux dents pharyngiennes antérieures, ainsi que la base de la troisième dent de la rangée principale. Ces dents, du type „en crochet" („Hakenzahn"), ne diffèrent pas de celles de l'espèce actuelle *Barbus barbus* (L.).

Plusieurs os pharyngiens isolés ont également été observés. Trois d'entre eux sont conservés au Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart où ils sont inventoriés S.M.N.S. 55 924 (WEILER, 1934, fig. 15), 55 926 (Pl. 4, fig. 1) et 50962 (Pl. 4, fig. 2). Un quatrième appartient au Paläontologisches Museum de Berlin (P.M.B. f. 1302). Comme le montrent nettement les deux premiers d'entre eux, ces os portaient trois rangées de dents. On y observe en effet des alvéoles disposés en deux rangées à côté de la rangée principale („Hauptreihe") dont certaines dents sont encore en place. Sur les deux autres pièces, des dents de la rangée médiane sont également présentes. Enfin, l'os pharyngien S.M.N.S. 55 926 (Pl. 4, fig. 1) permet de préciser que la rangée principale (interne), désignée par RUTTE (1962) sous le nom de „Hauptreihe", se composait de 5 dents, tandis qu'on peut observer deux alvéoles de la rangée moyenne et un alvéole de la rangée externe. Compte tenu du caractère incomplet de cet os, il est vraisemblable que l'alvéole postérieur des rangées médiane et externe a été détruit et que la formule dentaire pharyngienne de *Barbus steinheimensis* QUENSTEDT devait être identique à celle de l'espèce actuelle *B. barbus* (L.), soit 2.3.5–5.3.2.

Par ailleurs, la morphologie des dents pharyngiennes de *Barbus steinheimensis* QUENSTEDT ne diffère pas sensiblement de celle de l'espèce actuelle *B. barbus* (L.). Parmi les nombreuses dents pharyngiennes de *B. steinheimensis* QUENSTEDT recueil-

Fig. 17. Opercule de l'holotype de *Barbus steinheimensis* QUENSTEDT. Face mésiale.

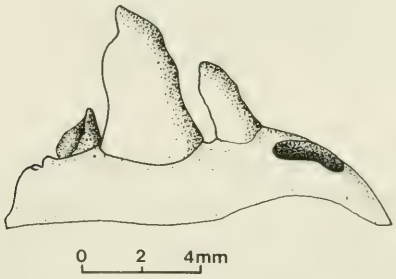


Fig. 18. Os pharyngien gauche de l'holotype de *Barbus steinheimensis* QUENSTEDT. Face mésiale.

lies à Steinheim am Albuch, nous avons pu en effet identifier aisément la seconde dent antérieure de la rangée principale (notée 4 par RUTTE). Sa couronne, fortement renflée, se termine par un crochet à peine recourbé, sous lequel l'aréa masticatrice, de taille réduite, est peu marquée (Fig. 19 A; Pl. 4, fig. 3). Les dents suivantes (notées 3 et 2) de la rangée principale (Fig. 19 B; Pl. 4, fig. 4–5) sont plus élancées et se terminent distalement par un crochet plus ou moins recourbé. Sous le crochet, l'aréa masticatrice, allongée, délimitée latéralement par deux crêtes faiblement marquées, forme avec l'axe longitudinal de la couronne un angle dont la valeur varie de 30 à 45°. Selon la position de la dent dans la rangée principale, on constate une tendance à l'allongement de l'aréa masticatrice de l'avant vers l'arrière. Comme on peut le voir (Fig. 19 C; Pl. 4, fig. 6–7), les dents antérieures des rangées médiane et externe (notées 1a et 1b par RUTTE) sont assez comparables aux dents 2 et 3 de la rangée principale, en dépit de leur taille plus réduite. On notera cependant que la dent postérieure de la rangée externe (notée 1b; Pl. 4, fig. 7) est caractérisée par la forme arquée de sa couronne.

Le corps (fig. 14; Pl. 3, fig. 1). – Il est impossible de déterminer la composition de la colonne vertébrale car, dans la région abdominale, seuls les centra postérieurs

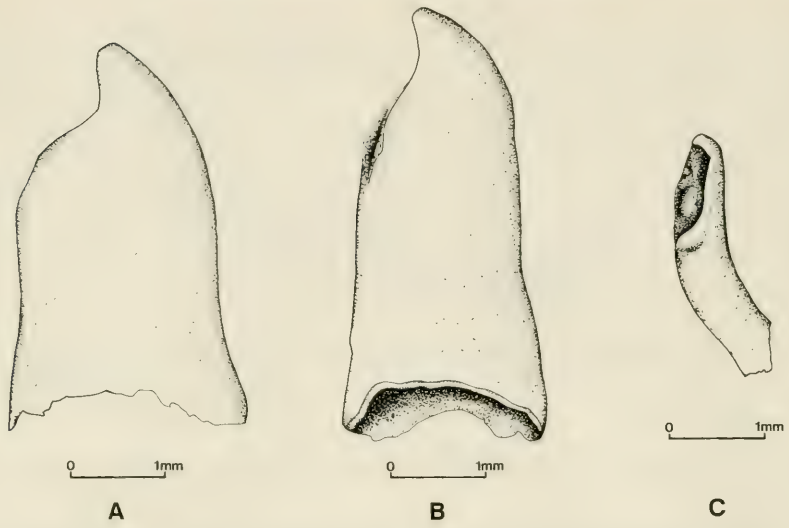


Fig. 19. Dents pharyngiennes isolées de *Barbus steinheimensis* QUENSTEDT.
A: seconde dent antérieure de la rangée principale (notée 4).
B: dent médiane de la rangée principale (notée 3).
C: dent antérieure de la rangée externe (notée 1b).

ont été fossilisés, tandis que, d'autre part, la région caudale manque en arrière de la nageoire anale. Grâce à la présence des côtes pleurales, on peut cependant considérer comme valable l'estimation de WEILER (1934) qui admettait que la région abdominale de *Barbus steinheimensis* QUENSTEDT se composait de 18 ou 19 vertèbres libres (auxquelles il faut ajouter les centra antérieurs transformés pour constituer l'appareil de Weber qui n'a laissé aucune trace).

On dénombre 13 paires de côtes, longues et robustes, à l'exception des deux dernières paires, relativement grêles et sensiblement plus courtes.

La nageoire dorsale (Fig. 20; Pl. 3, fig. 1), qui débute un peu en avant de la verticale passant par l'origine des pelviennes, est relativement bien conservée. Elle débute par deux courts rayons indivis auxquels fait suite un rayon ossifié (Fig. 20). Comme l'a montré QUENSTEDT (1851–52, Pl. 19, fig. 2; 1882–85, Pl. 28, fig. 18), ce rayon, dont les flancs latéraux sont légèrement déprimés, possède un bord postérieur faiblement crénelé. On distingue à sa surface de petits sillons transversaux qui correspondent aux traces de fusion d'articles distaux avec l'article basal. Aucun article distal libre n'est conservé. En arrière de ce rayon ossifié prennent place 8 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière. L'endosquelette de la nageoire dorsale se compose de 9 axonostes proximaux. L'axonoste proximal antérieur, très développé, est pratiquement triangulaire. Il est constitué par une lamelle soutenue par deux baguettes osseuses qui divergent à partir de son angle postéro-dorsal. Les autres axonostes proximaux sont constitués par un axe épaissi sur lequel prend appui une fine lamelle osseuse disposée dans le plan sagittal. Par la morphologie de son axonoste proximal antérieur, l'endosquelette de la nageoire dorsale de *Barbus steinheimensis* QUENSTEDT est très semblable à celui de l'espèce actuelle *B. barbus* (L.).

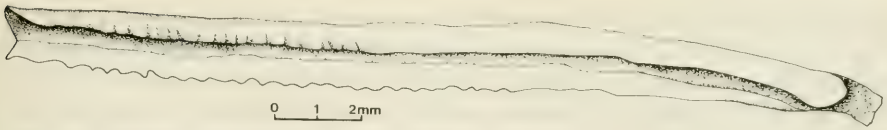


Fig. 20. Rayon ossifié de la nageoire dorsale de l'holotype de *Barbus steinheimensis* Quenstedt. Face mésiale.

En avant de la dorsale prennent place quelques dorsopinalia de grande taille.

La nageoire anale, dont les lépidotriches sont incomplètement conservés, était relativement petite, comme l'indique son endosquelette composé de 6 axonostes proximaux constitués d'une baguette osseuse sur laquelle prend appui une lamelle disposée dans le plan sagittal.

La ceinture scapulaire n'est que partiellement visible. On y reconnaît toutefois le cleithrum dont la partie inférieure de la branche verticale, nettement dilatée vers l'arrière, est exposée en arrière de l'opercule. Le postcleithrum ventral, en forme de baguette arquée, est en partie recouvert par la base des rayons de la nageoire pectorale. Le coracoïde qui se termine vers l'arrière par un processus postéro-ventral bien marqué est également présent, au-dessous de la branche inférieure du cleithrum. Il est surmonté par la scapula dont on reconnaît le foramen.

La nageoire pectorale se compose d'environ 13 lépidotriches dont on peut observer l'articulation avec les radiaux, au nombre de quatre. Comme chez l'espèce actuelle *Barbus barbus* (L.), le radial inférieur est plus court que celui qui le surmonte et un peu décalé vers l'arrière par rapport à celui-ci. De ce fait, il ne s'articule pas directement avec le coracoïde.

Les nageoires pelviennes sont bien développées. Situées en position abdominale, elles se composent de 10 lépidotriches, dont 9 sont bifurqués. Leur longueur atteint près des 2/3 de la distance séparant leur point d'insertion de l'origine de l'anale. Un petit rayon court indivis („splint bone") est présent du côté externe.

Les os pelviens sont grands (leur longueur représente approximativement les 2/3 de celle des lépidotriches pelviens les plus développés). Ils sont bifides vers l'avant et se terminent postérieurement par un processus médian bien marqué.

Comme l'a noté Weiler (1934), aucune trace d'écailles n'est conservée.

Rapports et différences. – La description anatomique a permis de mettre en évidence un nombre important de caractères qui permettent de confirmer l'attribution du fossile de Steinheim am Albuch au genre *Barbus* Cuvier. C'est notamment le cas pour la morphologie du maxillaire, de la mandibule, du lacrymal, du carré et de l'axonoste proximal antérieur de la nageoire dorsale. On y ajoutera la structure du rayon ossifié de cette même nageoire et l'existence d'os pharyngiens portant trois rangées de dents dont la morphologie est en tous points semblable à celle des dents pharyngiennes des espèces actuelles du genre *Barbus* Cuvier.

Compte tenu du fait que l'espèce „*Barbus*" *rudeli* Piton n'appartient pas au genre *Barbus* Cuvier (Gaudant, 1984), *Barbus bohemicus* Obrhelová, du Miocène moyen de Břešťany, près de Bílina (Bohême) semble être la seule autre espèce fossile du genre *Barbus* Cuvier, décrite à ce jour dans l'Oligo-Miocène européen.

Le spécimen de Steinheim am Albuch s'en distingue toutefois par son nombre plus élevé de vertèbres abdominales puisque Obrhelová (1967) mentionne la présence chez *B. bohemicus* Obrhelová de 14 à 16 vertèbres abdominales libres (contre 18 ou

19 chez *B. steinheimensis* QUENSTEDT). Une seconde différence tient en outre au nombre des axonostes proximaux de la nageoire anale car on en dénombre 6 chez *B. steinheimensis* – comme chez l'espèce actuelle *B. barbus* (L.) – contre 8 (ou 9?) chez *B. bohemicus* OBRHELOVÁ. On notera en outre que le maxillaire et la mandibule du spécimen de Steinheim am Albuch possèdent une forme moins trapue que les os homologues de l'espèce actuelle *B. barbus* (L.) dont le nombre de vertèbres abdominales libres est par ailleurs supérieur (26 ou 27).

Barbus steinheimensis QUENSTEDT diffère également des deux espèces fossiles de Turquie connues à ce jour: *B. bispinosus* RÜCKERT-ÜLKÜMEN, du Néogène des environs d'Etili (Anatolie) et *B.* nov. sp., une espèce signalée par l'auteur (*in*: PAICHELER et al., 1978) dans le Miocène du bassin de Beşkonak (Anatolie). D'après RÜCKERT-ÜLKÜMEN (1965), *B. bispinosus* possède un nombre élevé de vertèbres abdominales (22) et une nageoire dorsale composée d'un court rayon indivis suivi d'un, voire deux (?), rayon ossifié et de 9 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués. Sa nageoire anale semble avoir comporté un rayon court, un long rayon non bifurqué et 9 à 11 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués.

L'espèce inédite de Beşkonak (*B.* nov. sp.) possède une colonne vertébrale plus courte puisqu'on n'y dénombre que 15 ou 16 vertèbres abdominales libres. La composition de ses nageoires impaires est en revanche très comparable à celle décrite chez *B. steinheimensis* QUENSTEDT. Ainsi, sa nageoire dorsale se compose de deux courts rayons suivis d'un rayon ossifié (fortement crénelé, contrairement à celui de *B. steinheimensis* QUENSTEDT) et de 7 ou 8 lépidotriches. Quant à sa nageoire anale, elle comporte trois courts rayons suivis d'un long rayon non bifurqué et de 6 ou 7 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués.

En résumé, l'originalité de l'espèce *Barbus steinheimensis* QUENSTEDT ne fait aucun doute. Ses principaux caractères permettent de composer la diagnose suivante:

„*Barbus* possédant 18 ou 19 vertèbres abdominales libres: dorsale composée de 2 rayons courts, un rayon ossifié faiblement crénelé et 8 lépidotriches; anale petite dont l'endosquelette comporte 6 axonostes proximaux. Maxillaire et dentaire relativement allongés."

3. Conclusion

L'ichthyofaune miocène de Steinheim am Albuch présente la particularité d'être à la fois oligotypique et constituée de deux espèces appartenant à la même famille: les Cyprinidae, ce qui atteste sans équivoque du caractère lacustre du dépôt. Son autre particularité tient au déséquilibre qui existe entre les nombres de représentants de chaque espèce. En effet, alors que plus d'une centaine de squelettes en connexion (souvent fragmentaires) de tanches (*Tinca micropygoptera* AGASSIZ) ont été recensés dans les principales collections examinées, un unique spécimen de barbeau (*B. steinheimensis* QUENSTEDT) a été récolté à ce jour. En revanche, les dents pharyngiennes isolées, récoltées par lavage – tamisage, ne montrent pas une telle disparité numérique. La différence d'abondance des squelettes en connexion des deux espèces de Cyprinidae tient probablement au fait qu'à la différence des tanches qui peuplaient les eaux calmes du lac, les barbeaux devaient vivre dans les rivières ou les ruisseaux qui convergeaient vers lui. De ce fait, les cadavres des barbeaux morts étaient probablement dissociés par les courants avant d'atteindre la partie calme du lac où se déposaient les couches fossilifères. En revanche, les dents pharyngiennes résistent

relativement bien aux chocs mécaniques et à la corrosion chimique, ce qui explique leur abondance relative dans les sédiments.

Il est à noter que la composition de l'ichthyofaune de Steinheim am Albuch peut être comparée à celle du Miocène moyen diatomitique de Beşkonak (Turquie) qui est également oligotypique et constituée de deux espèces de Cyprinidae: *Leuciscus (Palaeoleuciscus) etilius* Rückert-Ülkümen et *Barbus* nov. sp. (Paicheler et al., 1978). De plus, comme à Steinheim am Albuch, un fort déséquilibre numérique a pu être mis en évidence entre les deux espèces puisque les barbeaux ne représentent que 3% du nombre de squelettes de poissons récoltés à Beşkonak.

Remerciements

L'auteur adresse ses plus vifs remerciements à toutes les personnes qui lui ont permis de mener à bien la présente étude et en particulier à MM. H. Cappetta (Montpellier), W.-D. Heinrich (Berlin), E. P. J. Heizmann et R. Wild (Stuttgart), C. Patterson (Londres), C. O. van Regteren Altena † (Haarlem) et F. Westphal (Tübingen), pour le prêt des pièces les plus significatives.

Les missions nécessitées par ce projet ont été financées par le C.N.R.S., conjointement avec l'Académie des Sciences de la République Démocratique Allemande, la Deutsche Forschungsgemeinschaft (République Fédérale d'Allemagne) et la Nederlandse Organisatie voor Zuiver Wetenschappelijk Onderzoek (Pays-Bas).

L'illustration de cet article a été préparée par M. J. Dyon.

Bibliographie

Agassiz, L. (1832): Untersuchungen über die fossilen Süßwasser-Fische der tertiären Formationen. – Jb. Mineral., Geogn., Geol., Petrefaktenk., **3**: 129–138; Stuttgart.

– (1833–1844): Recherches sur les Poissons fossiles, **5**, XII + 122 + 160 p., 95 pl. (Atlas); Neuchâtel (Petitpierre).

Bassani, F. (1880): Appunti su alcuni Pesci fossili d'Austria e di Würtemberg. – Atti Soc. veneto-trent. Sci. nat., **1880**: 74–109, pl. D; Padova.

Gaudant, J. (1984): Nouvelles recherches sur les Cyprinidae (Poissons téléostéens) oligocènes des Limagnes. – Géobios, **17**: 659–666, 3 fig.; Lyon.

Groschopf, P. & Reif, W. (1969): Das Steinheimer Becken. – Geologica bavar., **61**: 400–412, 6 fig.; München.

Mein, P. (1975): Résultats du groupe de travail des Vertébrés: biozonation du Néogène méditerranéen à partir des Mammifères. – *In*: J. Senes (Ed.): Report on activity of the Reg. Comm. Mediterr. Neogene Stratigr. working groups (1971–1975), Bratislava, 78–81.

Obrhelová, N. (1967): Cyprinoidei (Pisces) aus dem Hangenden des Miozänen Braunkohlenflözes Nordböhmens. – Palaeontographica, (A) **126**: 141–179, 27 fig., pl. 28–35, 8 tab.; Stuttgart.

Paicheler, J.-C., de Broin, F., Gaudant, J., Mourer-Chauvire, C., Rage, J.-C. & Vergnaud-Grazzini, C. (1978): Le bassin lacustre miocène de Bes-Konak (Anatolie-Turquie): Géologie et introduction à la Paléontologie des Vertébrés. – Géobios **11**: 43–65, 6 fig., 4 pl.; Lyon.

Quenstedt, F. A. (1851–52): Handbuch der Petrefaktenkunde. 792 p., 62 pl.; Tübingen (Laupp).

– (1882–85): Handbuch der Petrefaktenkunde. 3. Auflage. 1239 p., 443 fig., 100 pl. (Atlas); Tübingen (Laupp).

Rückert-Ülkümen, N. (1965): Tertiäre Fische aus Thrakien und Dardanellen (Türkei). – Istanbul Üniv. Fen Fak. Mecum. (B), **28**: 65–108, 7 fig., 36 pl., 3 cartes; Istanbul.

Rutte, E. (1962): Schlundzähne von Süßwasserfischen. – Palaeontographica (A), **120**: 165–212, 8 fig., pl. 13–21, 2 tab.; Stuttgart.

Weiler, W. (1934): Die Fische des Steinheimer Beckens. – Palaeontographica, Suppl.-Bd. 8 (1), 1–20, 18 fig., pl. 1–2; Stuttgart.

Woodward, A. S. (1901): Catalogue of the fossil Fishes in the British Museum (Natural History), **4**, XXXVIII + 636 p., 22 fig., 19 pl.; London (British Museum, Natural History).

Adresse de l'auteur:

Jean Gaudant, 17, rue du Docteur-Magnan, F-75013 Paris, France.

Addendum

Au cours des fouilles réalisées en 1985 et 1986, à l'occasion des travaux d'agrandissement du cimetière de Steinheim am Albuch, le Dr R. Böttcher a recueilli une trentaine d'otolithes qu'il a bien voulu nous communiquer alors que le présent article était déjà à l'impression. Il s'agit de lapilli de Cyprinidae qui pourraient avoir appartenu à l'espèce *Tinca micropygoptera* Agassiz, comme le suggère le fait que ces otolithes proviennent d'un niveau qui a également livré de nombreuses dents pharyngiennes de cette espèce. Les deux lapilli représentés (Fig. 21) permettent de se faire une idée de leur morphologie qui n'est pas sans rappeler celle des lapilli de l'espèce *„Leuciscus" oeningensis* Agassiz, du Miocène d'Öhningen (Observations inédites).

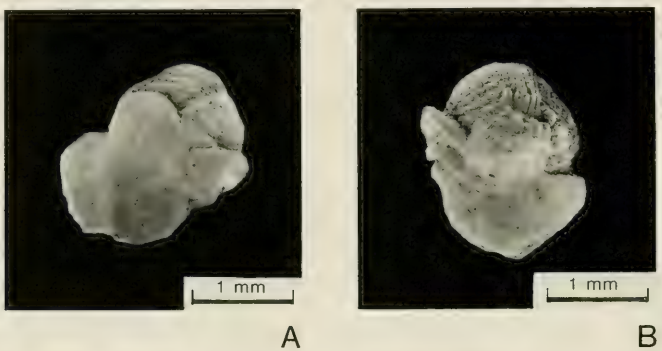


Fig. 21. *Tinca? micropygoptera* Agassiz? Lapilli inventoriés S.M.N.S. 56419 (A) et 56420 (B), conservés au Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart.

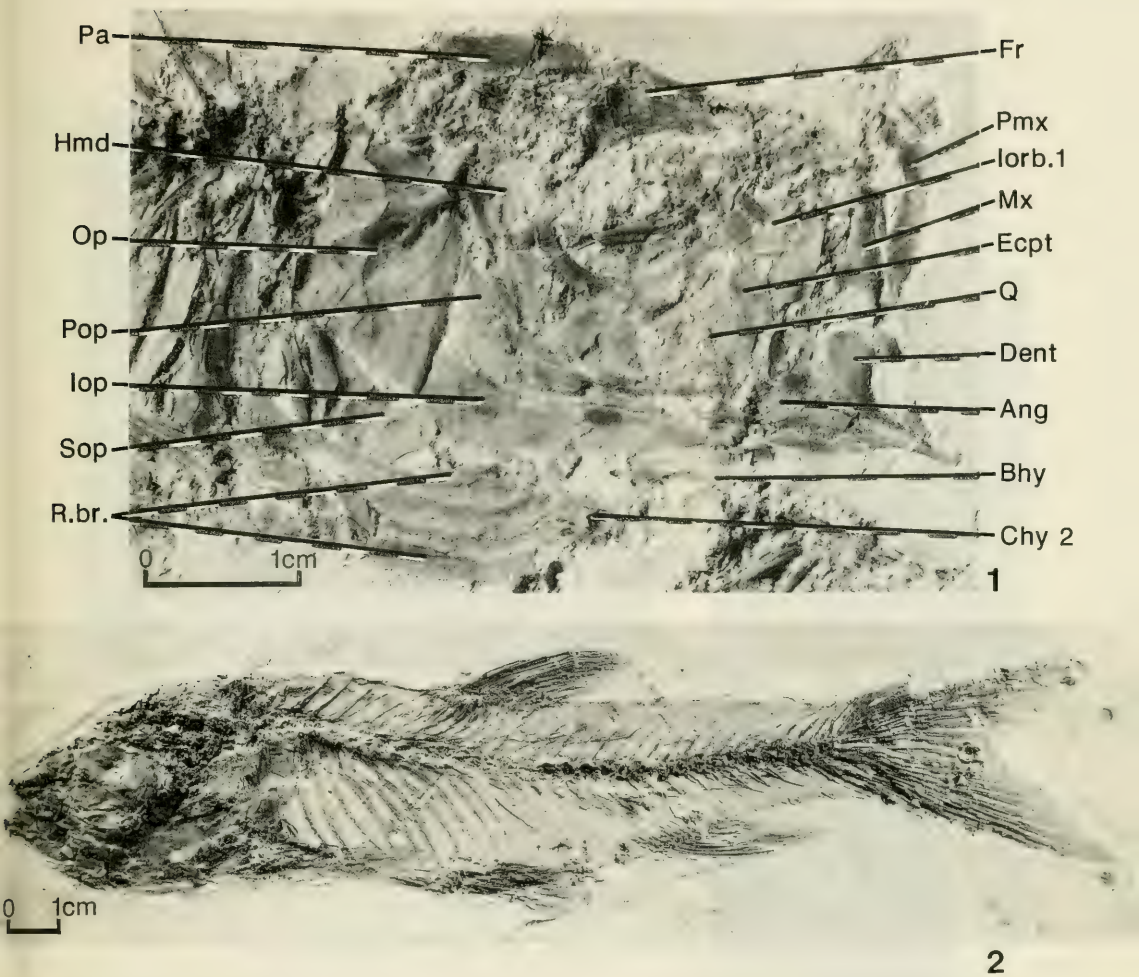


Planche 1

Tinca micropygoptera Agassiz

Miocène de Steinheim am Albuch (Wurtemberg)

Fig. 1. Tête du spécimen inventorié U.S.T.L.M.-St. 1, conservé au Laboratoire de Paléontologie de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, à Montpellier.

Ang: angulaire; Bhy: basihyal; Chy 2: cératohyal distal; Dent: dentaire; Ecpt.: ectoptérygoïde; Fr: frontal; Hmd: hyomandibulaire; Iop: interopercule; Iorb. 1: lacrymal; Mx: maxillaire; Op: opercule; Pa: pariétal; Pmx: prémaxillaire; Pop: préopercule; Q: carré; R. br.: rayons branchiostèges; Sop: sousopercule.

Fig. 2. Vue générale du spécimen inventorié B.M.N.H. P. 35 754, conservé au Department of Palaeontology du British Museum (Natural History).

Clichés D. Serrette

Planche 2

Tinca micropygoptera AGASSIZ

Miocène de Steinheim am Albuch (Wurtemberg)

Fig. 1. Os pharyngien gauche isolé inventorié S.M.N.S. 55 924, conservé au Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart. Face mésiale.

Fig. 2. Os pharyngien gauche fossilisé in situ sur le spécimen P.M.B. f. 1300, conservé au Paläontologisches Museum de Berlin. Face mésiale.

Fig. 3. Dent pharyngienne antérieure (notée 5) inventoriée S.M.N.S. 55 912, conservée au Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.

Fig. 4. Seconde dent pharyngienne antérieure (notée 4) inventoriée S.M.N.S. 55 913, conservée au Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.

Fig. 5. Dent pharyngienne médiane (notée 3 ou 2) inventoriée S.M.N.S. 55 914, conservée au Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.

Fig. 6. Dent pharyngienne postérieure (notée 1) inventoriée S.M.N.S. 55 915, conservée au Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.

Fig. 1 et 2: clichés D. SERRETTE
Fig. 3 à 6: électrophotographies CH. WEBER

1

2

3

4

5

6

Planche 3

Barbus steinheimensis QUENSTEDT

Miocène de Steinheim am Albuch (Wurtemberg)

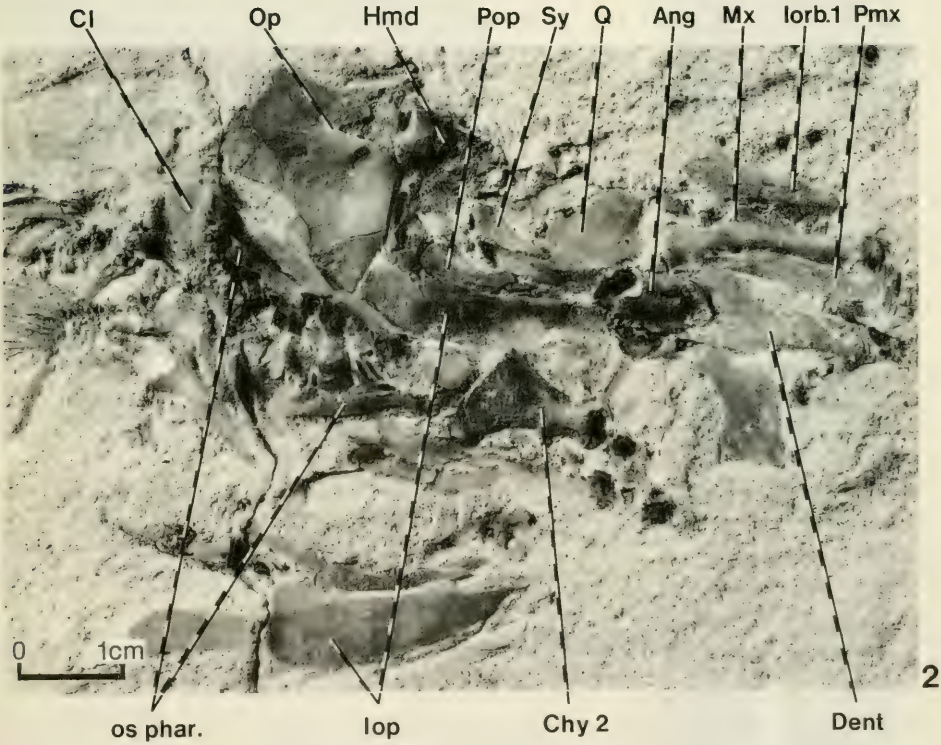
Fig. 1. Nageoire dorsale de l'holotype, inventorié G.P.I.T. 6875, conservé à l'Institut für Paläontologie de l'Université de Tübingen.

Fig. 2. Tête de l'holotype
Ang: angulaire; Chy 2: cératohyal distal; Cl: cleithrum; Dent: dentaire; Hmd: hyomandibulaire; Iop: interopercule; Iorb. 1: lacrymal; Mx: maxillaire; Op: opercule; Pmx: prémaxillaire; Pop: préopercule; Q: carré; Sy: symplectique; os phar.: os pharyngiens.

Clichés D. SERRETTE

0
1cm

1


Cl
Op
Hmd
Pop
Sy
Q
Ang
Mx
Iorb.1
Pmx
0
1cm
os phar.
Iop
Chy 2
Dent

2

Planche 4

Barbus steinheimensis QUENSTEDT

Miocène de Steinheim am Albuch (Wurtemberg)

Fig. 1. Branche inférieure d'un os pharyngien gauche isolé inventorié S.M.N.S. 55 926, conservé au Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.

Fig. 2. Dents pharyngiennes des rangées principale et moyenne d'un os pharyngien droit inventorié S.M.N.S. 50 962, conservé au Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.

Fig. 3. Seconde dent antérieure de la rangée principale (notée 4) inventoriée S.M.N.S. 55 916, conservée au Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.

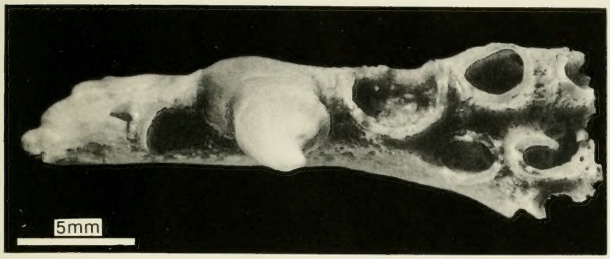
Fig. 4. Dent médiane de la rangée principale (notée 3) inventoriée S.M.N.S. 55 917, conservée au Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.

Fig. 5. Seconde dent postérieure de la rangée principale (notée 2) inventoriée S.M.N.S. 55 918, conservée au Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.

Fig. 6. Dent postérieure de la rangée médiane (notée 1a) inventoriée S.M.N.S. 55 919, conservée au Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.

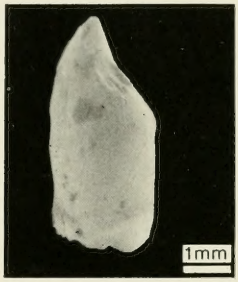
Fig. 7. Dent postérieure de la rangée externe (notée 1b) inventoriée S.M.N.S. 55 920, conservée au Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.

Fig. 1: cliché D. SERRETTE
Fig. 2: électrophotographie CH. HEMLEBEN
Fig. 3 à 7: électrophotographies CH. WEBER

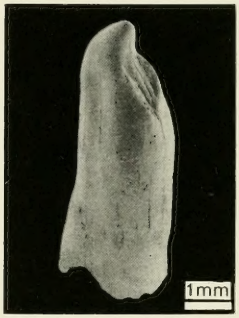


1

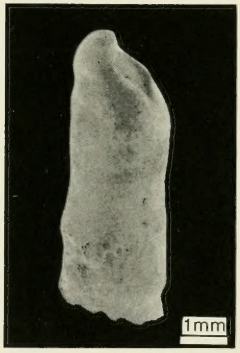
2



3



4



5

6

7

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01455 5585

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch